

Rajakaruna R. S., Piyatissa P. M. J. R., Jayawardena U. A., Navaratne A. N., Amerasinghe P. H., 2008. Trematode infection induced malformations in the common hourglass treefrogs // J. of Zoology. Vol. 275. P. 89–95.

Sessions S. K., Ruth S. B., 1990. Explanation of naturally occurring supernumerary limbs in amphibians // J. Exp. Zool. Vol. 254. P. 38–47.

## **ТЕРАТЫ КАК «ЗЕРКАЛО ЭВОЛЮЦИИ»**

**В. Л. Вершинин**

Институт экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург),  
Уральский федеральный университет (Екатеринбург)

## **TERATS AS A «MIRROR OF EVOLUTION»**

**V. L. Vershinin**

Institute of Plant & Animal ecology, Russian Academy of Science,  
Ural division (Ekaterinburg), Ural Federal University (Ekaterinburg)

*The work represents the review, author's data and his original point of view on the problem of evolutionary significance of amphibian anomalies and possibility to use them for environmental quality assessment. The author suppose that spectrum of abnormalities can be used for understanding of the main directions of morphological evolution canalization because of global block principle of biological systems organization and hereditary basement.*

*Статья представляет собой обзор авторских данных и его точки зрения на проблемы эволюционного значения аномалий и возможности их использования для оценки качества среды. Автор полагает, что спектр аномалий может быть использован для понимания основных направлений канализации морфологической эволюции в соответствии с всеобщим принципом блочной организации биологических систем и наследственной основы.*

Эволюционный процесс преобразует замкнутые генетические системы (виды), приводя к новой норме через расшатывание и дестабилизацию прежних связей системы [Шишкин, 1988]. Момент

дестабилизации, выражающийся в росте доли уклоняющихся от прежней нормы вариантов, весьма информативен и привлекателен. Однако крайние (девиантные) варианты нередко оказываются обойденными вниманием исследователей, а в ряде случаев даже сознательно отброшенными [Майр, 1971]. Нередко все изучение морфологических признаков концентрируется на модальных классах кривой нормального распределения, в то время как они вместе с крайними значениями являются членами одного множества [Вершинин, 2009].

Аномалии признаков проявляются столь же закономерно, как и норма. Определенный диапазон отклонений от нормы, как на уровне признака, так и на уровне их комбинаций, – есть функция способа морфогенеза. Это потенциальные возможности вида, которые существуют до тех пор, пока существует и определенный способ развития [Коваленко, 2003]. Изучение редких, необычных вариантов – «тератов» – может помочь раскрыть степень филогенетической близости таксономических групп и прийти к пониманию закономерностей и механизмов морфологической эволюции [Коваленко, 2003; Черданцев, 2003], а также принципов морфогенеза. Именно пелории льнянки навели Линнея в 1776 г. на мысль о возможности появления новых видов.

Изучение аномалий в строении растений способствовало появлению книги В. Гете «Метаморфоз растений» [Goethe, 1790] с изложением гипотезы о происхождении органов высших растений. Жоффруа Сент-Илер [Saint-Hilaire, 1822] использовал сведения по тератологии для подкрепления своих трансформистских взглядов.

Понятие оптимума (нормы) имеет фундаментальное значение, когда речь идет о необходимости распознавания неблагоприятного состояния или же неблагоприятного процесса [Алтухов, 2003]. В условиях увеличения генетической отягощенности популяции уровень наследственной гетерогенности популяции за счет роста доли редких генотипов будет нарастать, что приведет к снижению ее приспособленности.

Отмечено, что девиантные или аномальные формы одних видов встречаются у близких видов того же таксона в качестве нор-

мы [Oster et al., 1988]. У генетически близких форм – видов одного рода – могут быть гомологичные гены, проявляющие одинаковую изменчивость [Вавилов, 1967]. Кроме того, в соответствии с законом гомологических рядов в близких таксонах многие признаки проявляются параллельно. Исследование гомологических рядов показывает, что они наиболее отчетливо прослеживаются на уровне родов [Розанов, 1973]. Гомологические ряды – отражение блочного модульного принципа структуры биологических систем, подразумевающего, что эволюционные преобразования одноименных структур связаны с перераспределением функциональных блоков близких или идентичных у различных организмов [Уголев, 1990].

Различия в спектрах и частотах девиантных форм связаны с особенностями репродуктивной стратегии конкретных видов, их филогенетическими и ценогенетическими особенностями [Vorobyeva, Hinchliffe, 1996], а также разницей между потенциальным и реализованным спектрами в конкретных условиях среды.

Изменчивость морфологически девиантных форм имеет определенные закономерности, подчиняющиеся принципу блочности биологических структур и их преобразования (полимеризация, дивергенция, олигомеризация, редукция, новообразование) [Догель, 1954; Северцов, 1939]. В этих закономерностях прослеживается параллелизм с особенностями преобразований на генетико-молекулярном уровне. Так, Сусуму Оно [Ohno, 1970] говорит об эволюции путем генных дупликаций.

Можно сказать, что закономерности формирования морфозов и эволюционных преобразований обладают «единой логикой», так как и те и другие базируются на одной материальной основе, определенным образом их канализирующей, поскольку в соответствии с принципом блочности все ныне существующее возникло за счет комбинаторики исходно возникшего небольшого числа неких инвариантных доменов, которые далее комбинировались в разных сочетаниях [Инге-Вечтомов, 2004]. Эволюция действует путем «перелицовки старого» [Jacob, 1977], так как ее возможности лежат в пределах биохимических особенностей вида [Тимофеев-Ресовский и др., 1973].

Амфибии по своим анатомическим особенностям являются прототипом всех наземных позвоночных. При этом они имеют голое яйцо, развивающееся в открытой среде. У хвостатых земноводных способность к регенерации сохраняется в течение всей жизни и регулируется теми же ключевыми регуляторными белками (оба процесса регулируются одними и теми же генно-регуляторными каскадами – Wnt/beta-catenin и BMP), которые управляют развитием конечностей у эмбриона [Kawakami et. al., 2006]. Относительные сроки различных процессов нередко можно изменять независимо друг от друга, не вызывая резких нарушений канализации отдельных процессов, но тем не менее это может привести в конечном итоге к значительным изменениям морфологии [Alberch, 1981]. Функциональная дезинтеграция морфогенеза конечностей у представителей двух таксонов хвостатых амфибий в условиях урбанизации и загрязнения среды видоспецифична и разнонаправленна. Так, для обыкновенного тритона характерна полимеризация дистальных элементов конечностей (появление поли- и клинодактилии), что, по-видимому, связано с аномальной регенерацией в условиях загрязнения. У сибирского углозуба отмечена олигомеризация карпальных и метакарпальных отделов, выражающаяся в сини и олигодактилии [Вершинин, 2012].

Сложность трактовки наблюдаемых явлений и отсутствие единой развитой методологии являются причиной представлений о том, что нельзя однозначно считать амфибий более эффективными, чем другие таксоны, для оценки состояния биоразнообразия или качества среды обитания [Beebee, Griffiths, 2005]. Тем не менее, несмотря на различные точки зрения, природные популяции амфибий представляют собой чувствительные индикаторы комплексного изменения среды, оказывающего влияние на репродуктивную систему, выживаемость, стабильность развития, генетическую структуру, экосистемные и коэволюционные связи.

Реальная картина частот и спектров аномалий в популяциях земноводных формируется как результирующая комплексного взаимодействия генетической специфики функциональных особенностей программы развития с условиями окружающей среды, сбалансированная регуляторными механизмами.

Поскольку спектр и частота встречаемости морфологических аномалий в популяциях земноводных – продукт взаимодействия онтогенеза и среды, в которой он протекает [Gilbert, 2000; Stocum, 2000], кроме полных знаний о возможных вариантах признака [Коваленко, 2003] важно знать соотношение потенциального и реализованного спектров девиаций как результата действия своеобразного «экологического сита» [Неустроева, Вершинин, 2011]. С. Ф. Гилберт оценивает тератогенез как важную область взаимодействия среды и развития [Gilbert, 2001], называя при этом трематод среди трех важнейших тератогенов. Так, синергетическое действие поллютантов и инцистированных метацеркарий трематод приводит к снижению стабильности онтогенеза остромордой лягушки в 3,26 раза [Вершинин, Неустроева, 2011].

Сходства и различия в спектрах девиантных форм у близких видов и таксонов, а также их частоте и степени выраженности (пенетрантности и экспрессивности) могут характеризовать норму реакции, вариабельность формообразовательной потенции, а также степень толерантности морфогенеза к дестабилизации среды. Характер ответа морфогенетической системы вида на популяционном уровне может определить его судьбу [Вершинин, 2007] при динамичных (антропогенных) флуктуациях среды и в условиях глобальных изменений.

Таким образом, можно сделать следующие выводы:

1. Изменчивость морфологически девиантных форм имеет определенные закономерности, подчиняющиеся принципу блочности биологических структур и логике их преобразования.
2. В близких таксонах варианты аномальных форм проявляются параллельно в соответствии с законом гомологических рядов и филогенетической близостью формообразовательных потенций.
3. Аномалии могут быть использованы для расширения представлений об эволюции той или иной структуры.
4. Различия дефинитивных спектров девиаций во многом связаны с вариантами репродуктивной стратегии видов, уровнем (воспроизводства) выживаемости потомства и результатом прохождения потенциального спектра аномалий через «экологическое сито» определенной среды.

5. Гетерохронии как отклонения онтогенеза, менее влияющие на выживаемость особей, составляют значительную долю дефинитивного спектра аномалий.

6. Аномалии могут служить индикатором таких негативных изменений, как инбридинговая депрессия, а также нарушений в коэволюционной системе паразит – хозяин.

### Библиографические ссылки

Алтухов Ю. П., 2003. Генетические процессы в популяциях / отв. ред. Л. А. Животовский. М. : ИКЦ «Академкнига». 431 с.

Вавилов Н. И., 1967. Закон гомологичных рядов в наследственной изменчивости: Линнеевский вид как система. Л. : Наука. С. 1–92.

Вершинин В. Л., 2008. Амфибии как индикаторы состояния экосистем // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития : материалы III междунар. науч.-практ. конф. Ишим : Изд-во ИГПИ им. Ершова. С. 171–173.

Вершинин В. Л., 2009. Девиантные формы морфологической изменчивости амфибий как метод исследования микроэволюционных процессов // Экология в высшей школе: синтез науки и образования : материалы Всерос. науч.-практ. конф., 30 марта – 1 апреля 2009 г. Ч. 1. Челябинск : Изд-во Челяб. гос. пед. ун-та. С. 13–19.

Вершинин В. Л., 2007. Морфологические девиации в популяциях травяной лягушки (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) на урбанизированных территориях: спектр и частота // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах : материалы междунар. науч. конф. Днепропетровск : Изд-во ДНУ. С. 360–361.

Вершинин В. Л., Неустроева Н. С., 2011. Роль трематодной инвазии в специфике морфогенеза скелета бесхвостых амфибий на примере *Rana arvalis* Nilsson, 1842 // Докл. РАН. Т. 440, № 2. С. 279–281.

Вершинин В. Л., 2012. Хвостатые земноводные Среднего Урала как индикатор антропогенных преобразований среды // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования : материалы IV Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Н. Тагил, 26–29 марта 2012 г. Ч. 1 / отв. ред. Т. В. Жуйкова, О. В. Полявина, О. В. Семенова, О. А. Тимохина ; Нижнетагил. гос. соц.-пед. акад. Н. Тагил : НТГСПА. С. 81–82.

Догель В. А., 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л. : Изд-во ЛГУ. 338 с.

*Инге-Вечтомов С. Г.*, 2004. Блочный принцип в теории эволюции. Перспективы и парадоксы // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М. ; СПб. : Т-во науч. изд. КМК. С. 74–87.

*Коваленко Е. Е.*, 2003. Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 2. С. 66–87.

*Майр Э.*, 1971. Принципы зоологической систематики. М. : Мир. 454 с.

*Неустроева Н. С., Вершинин В. Л.*, 2011. Скелетные отклонения сеголеток бесхвостых амфибий в условиях урбанизации // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. № 4. С. 85–90.

*Розанов А. Ю.*, 1973. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М. : Наука. 164 с.

*Северцов А. Н.*, 1939. Морфологические закономерности эволюции. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. 610 с.

*Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В.*, 1973. Очерк учения о популяции. М. : Наука. 278 с.

*Уголев А. М.*, 1990. Концепция универсальных функциональных блоков и дальнейшее развитие учений о биосфере, экосистемах и биологических адаптациях // Эволюция биохимии и физиологии. Т. 26, № 4. С. 441–454.

*Черданцев В. Г.*, 2003. Морфогенез и эволюция. М. ; СПб. : Т-во науч. изд. КМК. 346 с.

*Шишкин М. А.*, 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. М. : Недра. С. 142–169.

*Alberch P.*, 1981. Convergence and parallelism in foot morphology in the Neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. 1. Function // *Evolution*. Vol. 35, Nr 1. P. 84–100.

*Beebee T. J. C., Griffiths R. A.*, 2005. The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? // *Biological Conservation*. Vol. 125. P. 271–285.

*Gilbert S. F.*, 2000. *Developmental Biology*. Sunderland : Sinauer. 761 p.

*Gilbert S. F.*, 2001. Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World // *Developmental Biology*. Vol. 233. P. 1–12.

*Goethe J. W.*, 1790. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha : C. W. Ettinger. 86 S.

*Jacob F.*, 1977. Evolution and tinkering // *Science*. Vol. 196. P. 1161–1166.

*Kawakami Y., Esteban C. R., Raya M., Kawakami H., Martí M., Dubova I., Belmonte J. C. I.*, 2006. Wnt/beta-catenin signaling regulates vertebrate limb regeneration // *Genes & Development*. Vol. 20. P. 3232–3237.

Ohno S., 1970. Evolution by gene duplication. Springer ; Verlag ; New York. 160 p.

Oster G. F., Shubin N., Murray J. D., Alberch P., 1988. Evolution and niorphogenetic rules: the shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny // Evolution. Vol. 42, Nr 5. P. 862–884.

Saint-Hilaire G., 1822. Philosophie anatomique. II. Paris. 372 p.

Stocum D. L., 2000. Frog limb deformities: An «eco-devo» riddle wrapped in multiple hypotheses surrounded by insufficient data // Teratology. Vol. 62. P. 147–150.

Vorobyeva E. I., Hinchliffe J. R., 1996. Developmental pattern and morphology of Salamandrella keyserlingii limbs (Amphibia, Hynobiidae) including some evolutionary aspects // Russian J. of Herpetology. Vol. 3, Nr 1. P. 68–81.

**ДЕВИАЦИИ В ФОЛИДОЗЕ УРАЛЬСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ  
ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ  
(*LACERTA AGILIS* LINNAEUS, 1758)**

**Д. И. Галицын**

Уральский федеральный университет (Екатеринбург)

**SAND LIZARD (*LACERTA AGILIS* LINNAEUS, 1758)  
PHOLIDOSIS DEVIATIONS  
IN THE URALS POPULATIONS**

**D. I. Galitsyn**

Ural Federal University (Ekaterinburg)

*The sand lizard pholidosis spectra including some deviant forms are considered in this paper. The spectra of pholidosis variants in populations on the small territory of the widespread species as well as local micropopulations specific of the lizards were noticed.*

*В статье описывается спектр вариаций фolidоза прыткой ящерицы, в том числе несколько девиантных форм. Отмечается большое разнообразие вариантов щиткования на небольшом сплошном участке ареала, а также специфика локального поселения животных в фрагментированном ландшафте.*